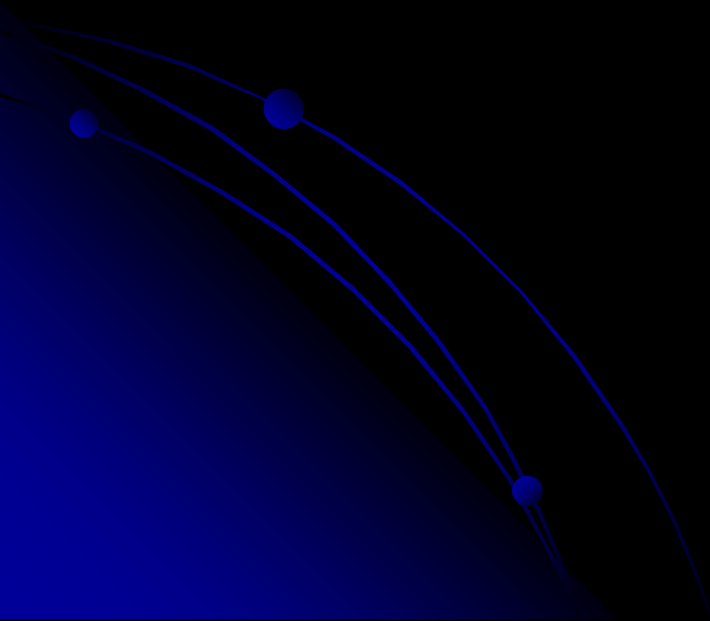


Παράκτια Βιογεωχημικά Μαθηματικά Ομοιώματα

Δρ. Γιώργος Συλαίος
Ωκεανογράφος – Καθηγητής ΤΜΠ-ΔΠΘ



Όπως προέκυψε από το προηγούμενο κεφάλαιο, ο βασικός κανόνας που ισχύει στα μαθηματικά ομοιώματα αυτού του τύπου είναι η διατήρηση της μάζας, ο οποίος εκφράζεται ως:

$$\frac{d}{dt} M = sources - \sin ks$$

Αν θεωρήσουμε ως C_n τη συγκέντρωση μίας παραμέτρου n σε μία περιοχή όγκου V , τότε η συνολική μάζα M στη περιοχή είναι:

$$M = \sum_n C_n V$$

$$V \frac{d}{dt} C_n = sources_n - \sin ks_n \pm transfers_n$$

$$V \frac{d}{dt} C_n = sources_n - \sin ks_n \pm transfers_n$$

Παραδείγματα προσθήκης και απώλειας θρεπτικών αλάτων είναι η μεταφορά φορτίου θρεπτικών από ένα ποταμό ή τον ενταφιασμό θρεπτικών από τη στήλη νερού στο ίζημα.

Ο όρος μεταφοράς αναφέρεται στους μετασχηματισμούς που η παράμετρος n υφίσταται προς μία άλλη παράμετρο $n+1$ ή $n-1$, και αντίστροφα.

Ο μετασχηματισμός οφείλεται σε **βιολογικές διεργασίες** όπως η πρόσληψη θρεπτικών αλάτων κατά τη φωτοσύνθεση ή τη μικροβιακή μετατροπή κατά τη μεταφορά θρεπτικών στο ίζημα.

Άρα απαιτείται ο προσδιορισμός της κατάλληλης συνάρτησης που περιγράφει αυτού του τύπου τους μετασχηματισμούς.

Απλή Προσομοίωση Πρόσληψης Θρεπτικών από Φυτοπλαγκτόν (Μετασχηματισμός Μάζας)

Ξεκινάμε με ένα απλό παράδειγμα όπου οι διεργασίες μετασχηματισμού χαρακτηρίζονται από μία πρώτης τάξης χημική αντίδραση, όπου μία παράμετρος S (έστω θρεπτικά άλατα) μετασχηματίζεται σε μία άλλη παράμετρο P (έστω φυτοπλαγκτόν) με σταθερό ρυθμό k .

Αρχικά, τη χρονική στιγμή $t = 0$ υπάρχει μόνο η παράμετρος $S = S_0$ στο σύστημα ενώ $P_0 = 0$.

Θεωρώντας ότι η παράμετρος S μειώνεται με το χρόνο με τον ίδιο ρυθμό που η παράμετρος P αυξάνει, έχουμε τις εξισώσεις

$$\frac{d}{dt} S = -kS, \quad \frac{d}{dt} P = kS$$

Προσθέτοντας τες έχουμε

$$\frac{d}{dt} (S + P) = 0$$

Η λύση των εξισώσεων

$$\frac{d}{dt} S = -kS, \quad \frac{d}{dt} P = kS$$

δίνεται από τις εκθετικές συναρτήσεις

$$S = S_0 e^{-kt}, \quad P = S_0 (1 - e^{-kt})$$

Από όπου προκύπτει ότι η μάζα του συστήματος διατηρείται καθώς

$$S + P = S_0$$

Ο κώδικας σε γλώσσα R είναι

```
## Simple nutrient uptake
```

```
S0 = 5 # Initial concentration of nutrients (mmol/m3)
```

```
P0 = 0 # Initial concentration of phytoplankton (mmol/m3)
```

```
k = 1 # Rate of transformation (d-1)
```

```
t = seq(from = 0, to = 6, by = 0.1) # Define the time the model will run (days)
```

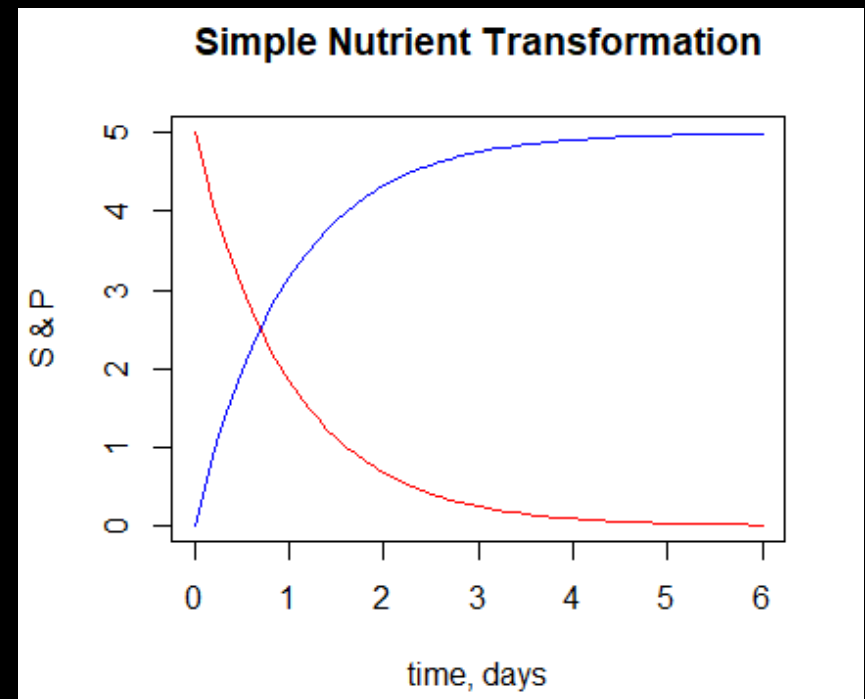
```
## Model equations
```

```
S = S0*exp(-k*t) # Model equation 1
```

```
P = S0*(1-exp(-k*t)) # Model equation 2
```

```
plot(t,S, type = 'l', col='red', xlab = 'time, days', ylab = 'S & P', main = 'Simple  
Nutrient Transformation')
```

```
lines(t,P, col = 'blue')
```



Μπορούμε να χρησιμοποιήσουμε μια τέτοια προσέγγιση για να προσομοιώσουμε την ανάπτυξη φυτοπλαγκτού σε ένα παράκτιο οικοσύστημα?

Γενικά ΝΑΙ, αλλά με μία βασική αλλαγή στις οριακές συνθήκες.

Πρέπει να λάβουμε υπόψη μας ότι για την εκκίνηση της πρωτογενούς παραγωγής απαιτείται η παρουσία κάποιων ατόμων φυτοπλαγκτόν τα οποία στη συνέχεια πολλαπλασιάζονται και η πρόσληψη θρεπτικών είναι ανάλογη της παρουσίας ατόμων φυτοπλαγκτόν.

Άρα $t = 0$, $N = N_o$, $P = P_o$ και όχι $P=0$

Άρα το ομοίωμα:

$$\frac{d}{dt} P = kP, \quad \frac{d}{dt} N = -kP$$
$$P = P_o e^{kt} \quad N = N_o + P_o (1 - e^{kt})$$

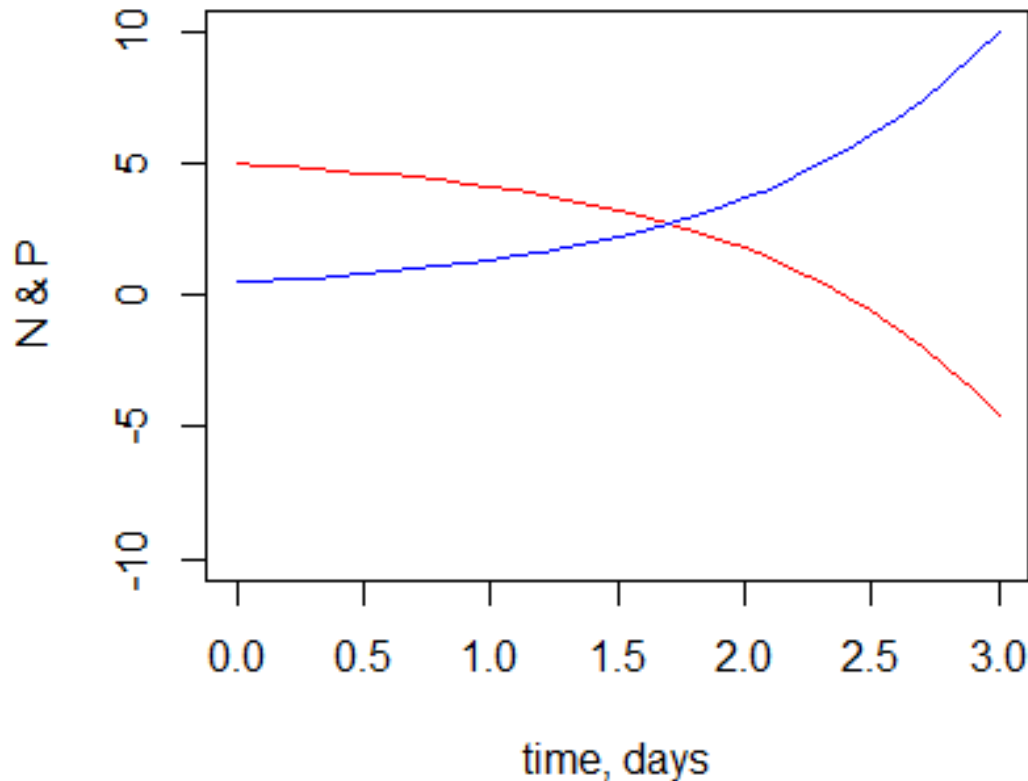
με αρχικές συνθήκες $N_o = 5 \text{ mmol/m}^3$ και $P_o = 0.5 \text{ mmol/m}^3$, $k = 1 \text{ d}^{-1}$ δίνει

$$P = P_0 e^{kt} \quad N = N_0 + P_0(1 - e^{-kt}) \quad P_0 = 0.05 \quad N_0 = 5.00 \quad k = 1 \text{ d}^{-1}$$

Ο κώδικας σε γλώσσα R είναι

```
## Simple nutrient uptake
N0 = 5 # Initial concentration of nutrients (mmol/m3)
P0 = 0.5 # Initial concentration of phytoplankton (mmol/m3)
k = 1 # Rate of transformation (d^-1)
t = seq(from = 0, to = 3, by = 0.1) # Define the time the model will run (days)
## Model equations
P = P0*exp(k*t) # Model equation 1
N = N0+P0*(1-exp(k*t)) # Model equation 2
plot (t,N, type = 'l', col='red', xlab = 'time, days', ylab = 'N & P', main = 'Simple
Nutrient Transformation', ylim=c(-10,10))
lines(t,P, col = 'blue')
```


Simple Nutrient Transformation



ΑΠΟΤΥΧΙΑ !!! Το μοντέλο παράγει αρνητικές συγκεντρώσεις στα θρεπτικά άλατα

Μήπως οι αλλαγές στην συγκέντρωση φυτοπλαγκτόν περιορίζονται από την τιμή της συγκέντρωσης των θρεπτικών αλάτων ??

Με σκοπό να υπερβούμε αυτό το πρόβλημα, θεωρούμε μια συγκέντρωση αναφοράς ίση με το N_0 και ένα ρυθμό μετατροπής k' ίσο με k προς τη συγκέντρωση αναφοράς. Το ομοίωμα γίνεται:

$$\frac{d}{dt} N = -k'NP, \quad \frac{d}{dt} P = k'NP$$

Επιλύουμε για αρχικές συνθήκες $N_0 = 5 \text{ mmol/m}^3$, $P_0 = 0.5 \text{ mmol/m}^3$, $k' = k/N_0 = 0.2/d/\text{mmol N/m}^3$.

Οι λύσεις είναι:

$$P = P_0 \frac{P_0 + N_0}{P_0 + N_0 e^{[-k'(P_0 + N_0)t]}} \quad N = N_0 \frac{(N_0 + P_0)e^{[-k'(P_0 + N_0)t]}}{P_0 + N_0 e^{[-k'(P_0 + N_0)t]}}$$

Ο κώδικας σε γλώσσα R είναι

```
## Simple nutrient uptake
```

```
N0 = 5      # Initial concentration of nutrients (mmol/m3)
```

```
P0 = 0.5    # Initial concentration of phytoplankton (mmol/m3)
```

```
k = 1       # Rate of transformation (d-1)
```

```
k1 = k/N0   # New rate of nutrient transformation dependent on N0 conc
```

```
t = seq(from = 0, to = 8, by = 0.1) # Define the time the model will run  
(days)
```

```
## Model equations
```

```
alfa = (P0+N0*exp(-k1*(P0+N0)*t))
```

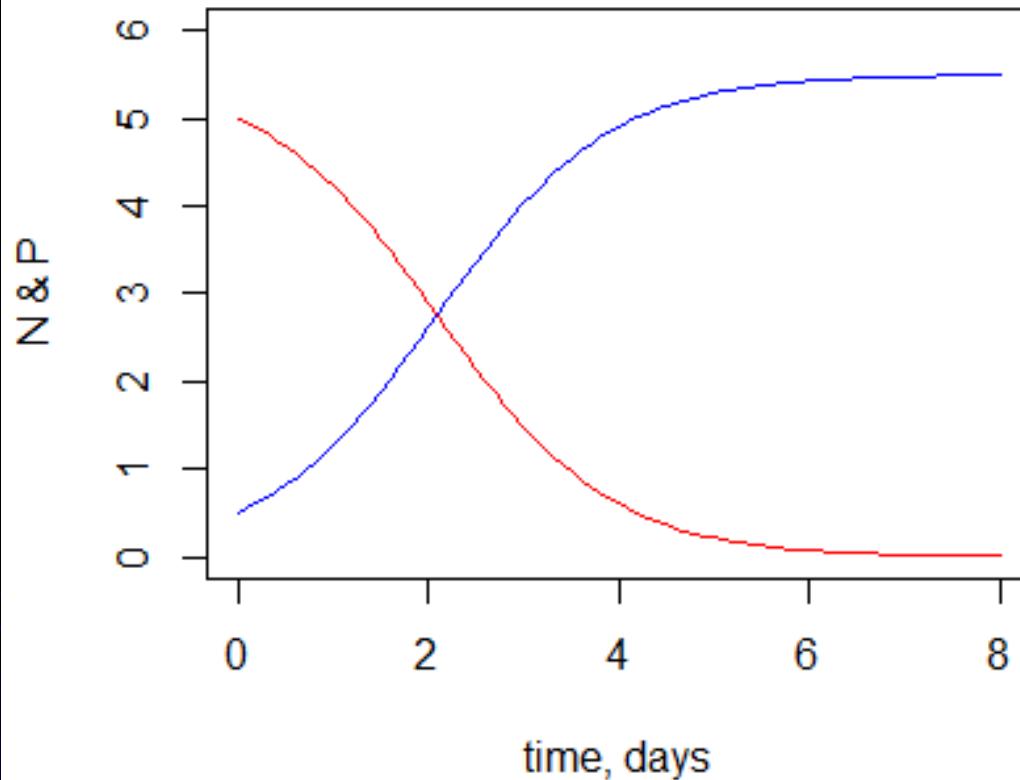
```
P = P0*(P0+N0)/alfa # Model equation 1
```

```
N = N0*((N0+P0)*exp(-k1*(P0+N0)*t))/alfa # Model equation 2
```

```
plot(t,N, type = 'l', col='red', xlab = 'time, days', ylab = 'N & P', main = 'Simple  
Nutrient Transformation', ylim=c(0,6))
```

```
lines(t,P, col = 'blue')
```

Simple Nutrient Transformation

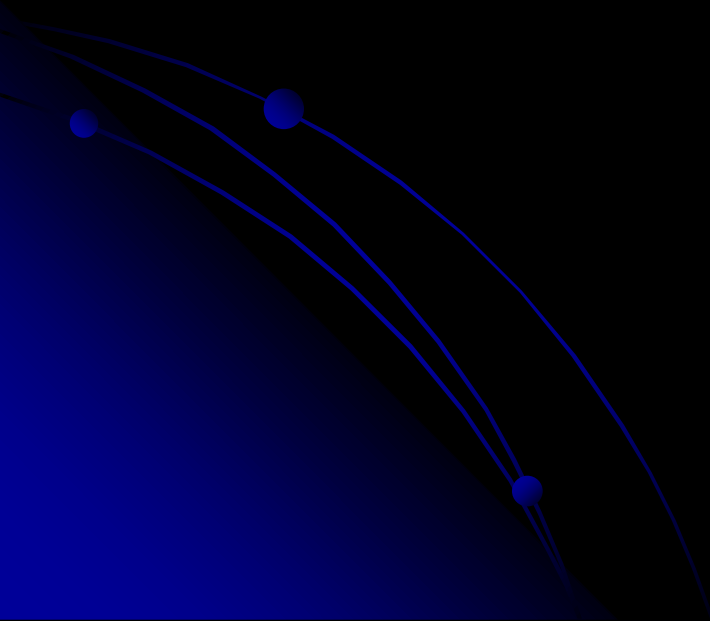


Το ομοίωμα αυτό είναι ευσταθές. Ωστόσο, ένα ασθενές σημείο είναι η παραδοχή ότι ο ρυθμός ανάπτυξης του φυτοπλαγκτόν αυξάνει ακόμα και σε χαμηλές συγκεντρώσεις θρεπτικών αλάτων.

Περιοριστικός παράγοντας φωτοσύνθεσης

Είναι γνωστό ότι οι ρυθμοί που ελέγχουν τη πρωτογενή παραγωγή **δεν είναι σταθεροί** αλλά εξαρτώνται από πλήθος παραγόντων όπως είναι το φως και τα θρεπτικά άλατα. Άρα ρυθμοί μετασχηματισμού όπως ο συντελεστής k των χημικών αντιδράσεων δεν είναι σταθεροί αλλά χρήζουν νέας θεώρησης.

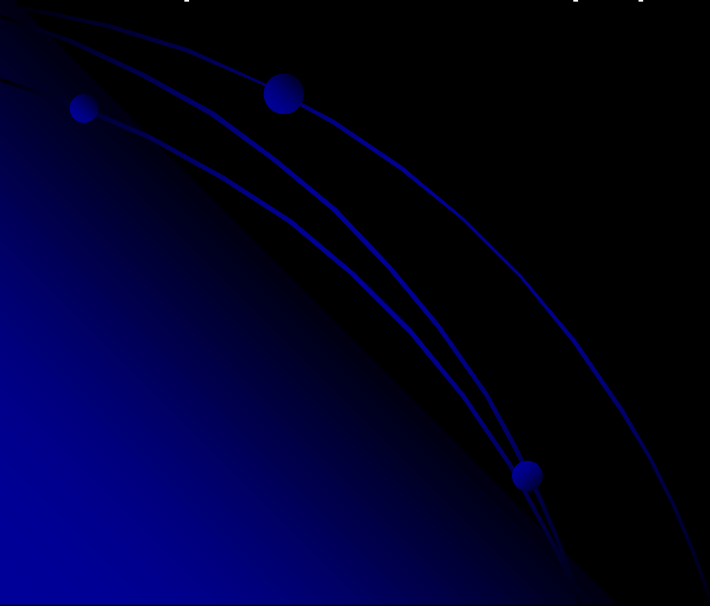
Έτσι αναπτύχθηκε ο **Κανόνας του Ελαχίστου (Law of the Minimum)** που ορίζει ότι αν ένα από τα βασικά θρεπτικά άλατα περιοριστεί σημαντικά στο παράκτιο υδατικό σύστημα, τότε η ανάπτυξη του φυτοπλαγκτόν σταματά.



Το δεύτερο σημαντικό γεγονός ήταν η ύπαρξη μίας σταθερής ποσοτικής αναλογίας μεταξύ του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου ($C:N:P = 106:16:1$) στα ζωντανά κύτταρα φυτοπλαγκτού (λόγος Redfield).

Αυτό σημαίνει ότι διαχειριστικά μπορούμε να επικεντρωθούμε σε μόνο το ένα από τα δύο βασικά θρεπτικά άλατα, δηλ. σε αυτό που περιορίζεται (εξαντλείται) πρώτο και άρα αποτελεί το περιοριστικό παράγοντα ανάπτυξης του φυτοπλαγκτού.

Επίσης, η γνώση της συγκέντρωσης του ενός θρεπτικού άλατος επιτρέπει τον υπολογισμό του άλλου άλατος



Έστω N είναι η συγκέντρωση ενός θρεπτικού άλατος και P η συγκέντρωση φυτοπλαγκτού, τότε

$$\frac{d}{dt} P = r_{\max} f(N) P$$

Όπου r_{\max} είναι ο μέγιστος ρυθμός ανάπτυξης πλαγκτού σε δεδομένες συνθήκες φωτός και θερμοκρασίας.

Το $f(N)$ είναι μία συνάρτηση που εκφράζει την μεταβολή της συγκέντρωσης θρεπτικών αλάτων, όπως επηρεάζεται από το r_{\max} .

$f(N) = 0$ σημαίνει ότι τα θρεπτικά άλατα καταναλώθηκαν πλήρως

$f(N) = 1$ σημαίνει ότι υπάρχει πληθώρα θρεπτικών αλάτων

Μία εμπειρική σχέση για το $f(N)$ είναι η συνάρτηση Michaelis-Menten

$$f(N) = \frac{N}{k_N + N}$$

Όπου k_N είναι η σταθερά ημι-κορεσμού, π.χ., $f(N) = 0.5$

Οπότε οι νέες σχέσεις είναι

$$\frac{d}{dt} N = -r_{\max} \frac{N}{k_N + N} P, \quad \frac{d}{dt} P = r_{\max} \frac{N}{k_N + N} P$$

Τυπικές τιμές είναι $r_{\max} = 0.8 \text{ d}^{-1}$, $k_N = 2 \text{ mmol m}^{-3}$.

Ο κώδικας σε γλώσσα R είναι

```
## Improved Nutrient to Phytoplankton model ##  
#####  
# load package with the integration routine:  
install.packages("deSolve")  
library(deSolve)  
#-----#  
# the model equations: #  
#-----#  
NP<-function(t,state,parameters)  
{  
  with(as.list(c(state,parameters)),{ # unpack the state variables, parameters  
  
    uptake = r_max*DIN/(k_N+DIN)  
  
    dDIN =-uptake*PHYTO;  
    dPHYTO = uptake*PHYTO;  
  
    # the output, packed as a list  
    list(c(dDIN,dPHYTO)) # the rate of change  
  
  })  
} # end of model
```

```

#-----#
# the model parameters: #
#-----#
parameters<-c(k_N = 2,      # half saturation constant
              r_max = 0.8)  # max uptake rate of phytoplankton

#-----#
# the initial conditions: #
#-----#

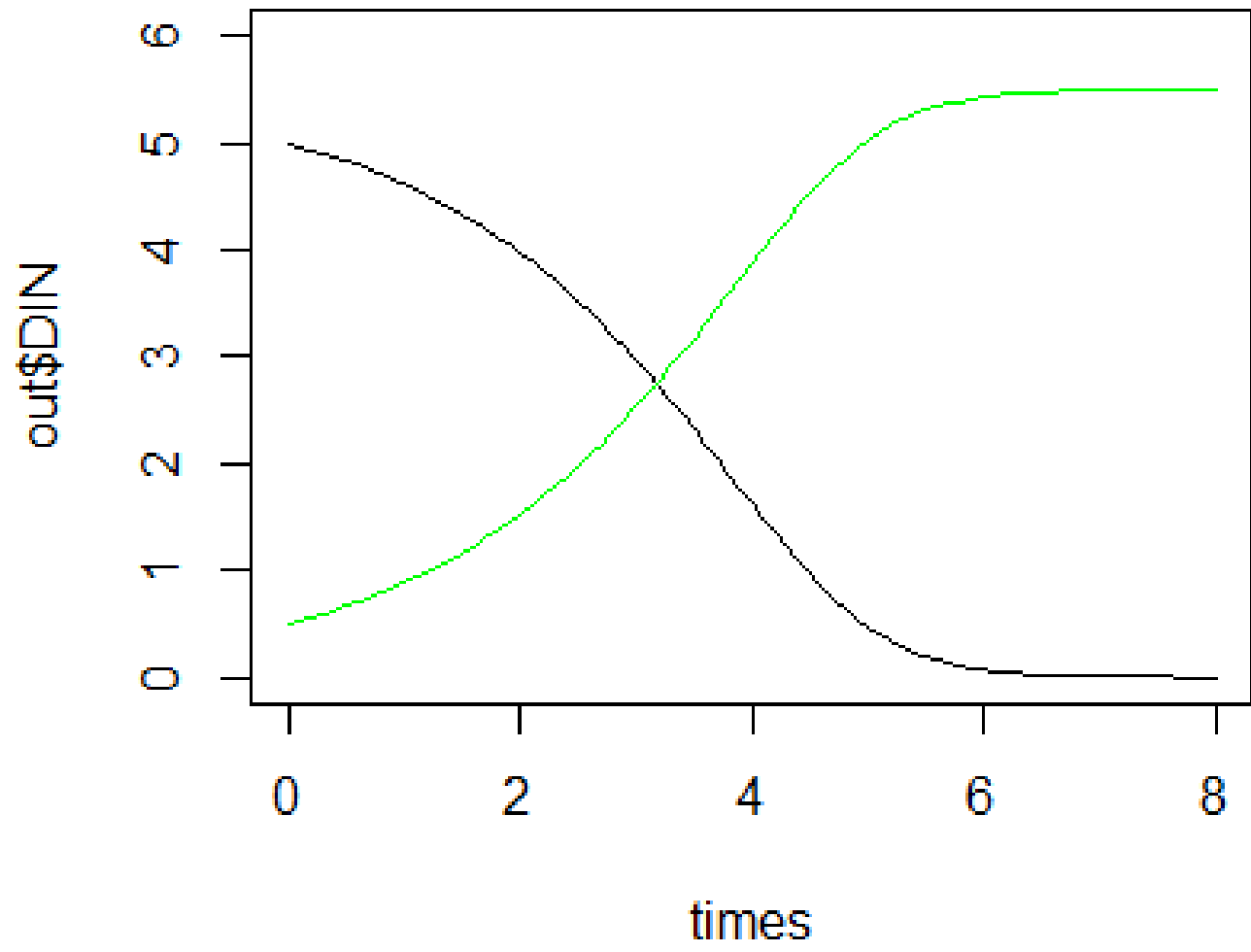
state  <-c(DIN  =5.0,      # state variable initial conditions, units mmolN/m3
          PHYTO =0.5)

#-----#
# RUNNING the model: #
#-----#
# 2 steps
# step 1 : run the model for 365 days, no intermediate output required

times  <-seq(0,8, by=0.1)
out    <-as.data.frame(ode(state,times,NP,parameters))

plot(times,out$DIN, typ='l',xlim=c(0,8),ylim=c(0,6))
lines(times,out$PHYTO, col='green')

```



ΠΡΟΣΟΧΗ !! Η συνάρτηση Michaelis-Menten αναπτύχθηκε για να περιγράψει αντιδράσεις ενζύμων

Δεν είναι γνωστό αν η πρόσληψη θρεπτικών αλάτων περιλαμβάνει αντιδράσεις ενζύμων

Συνεπώς οι παραδοχές που κάνουμε είναι:

1. Η ανάπτυξη του φυτοπλαγκτόν σταματά όταν τα θρεπτικά άλατα καταναλωθούν
2. Η ανάπτυξη είναι ανεξάρτητη των θρεπτικών σε υψηλές συγκεντρώσεις θρεπτικών αλάτων
3. Πρακτικά μπορούμε να χρησιμοποιήσουμε οποιαδήποτε συνάρτηση που περιλαμβάνει την σταθερά ημικορεσμού.




Για παράδειγμα μπορούμε να φτιάξουμε μια οικογένεια συναρτήσεων της μορφής

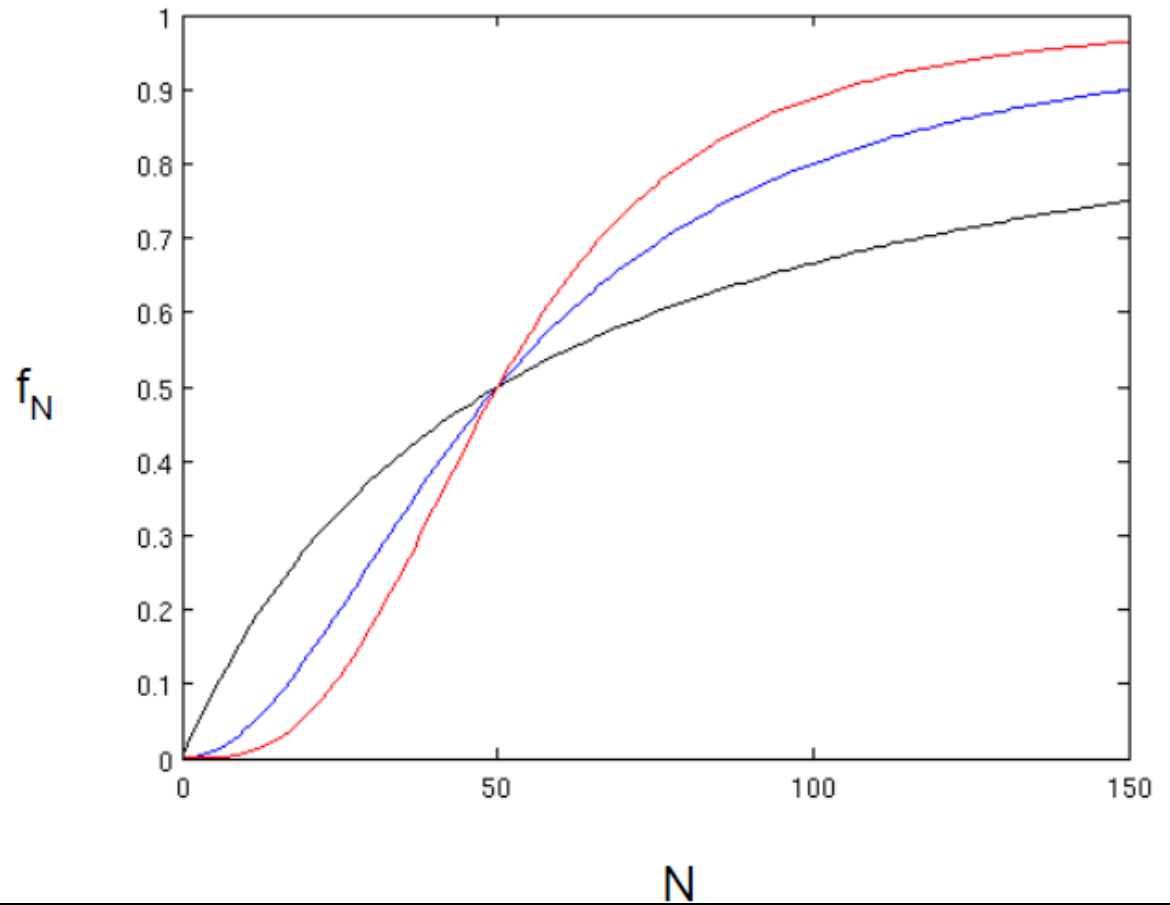
$$f(N) = \frac{N^\beta}{k_N^\beta + N^\beta}$$

Όπου $\beta = 1, 2, 3, \dots, N$

$\beta = 1, 2, 3, \dots, N$

$$f(N) = \frac{N^\beta}{N^\beta + k_N^\beta}$$

-  $\beta=1$
-  $\beta=2$
-  $\beta=3$



Τι μάθαμε ως τώρα:

1. Θεωρήσαμε ότι η διαδικασία πρόσληψης θρεπτικών αλάτων από το φυτοπλαγκτόν είναι μία διαδικασία μετασχηματισμού μάζας 1^{ης} τάξης
2. Προσαρμόσαμε την περιγραφή της διεργασίας στο πρόβλημα (π.χ., η ανάπτυξη φυτοπλαγκτόν εξαρτάται από την διαθεσιμότητα θρεπτικών αλάτων, αλλά δεν συνεχίζει γραμμικά έως την εξάντληση των θρεπτικών αλλά φτάνει έως ένα επίπεδο που αντιστοιχεί στον ημικορεσμό του φυτοπλαγκτόν).
3. Χρησιμοποιήσαμε την συνάρτηση Michaelis-Menten-Monod για να περιγράψουμε μαθηματικά την διεργασία
4. Πήγαμε από την αναλυτική στην αριθμητική λύση
5. Το ομοίωμα φτάνει σε κατάσταση ισορροπίας (steady state) όταν τα θρεπτικά καταναλώνονται.

Το Ομοίωμα NPD

Έως τώρα εξετάσαμε τη περίπτωση της πρόσληψης θρεπτικών αλάτων από το φυτοπλαγκτόν, κατά την οποία τα μοντέλο φθάνει σε κατάσταση ισορροπίας μόλις τα θρεπτικά καταναλωθούν πλήρως.

Στο σημείο αυτό θα θεωρήσουμε την ανάστροφη διεργασία, δηλ. της μετατροπής πλαγκτού σε θρεπτικά μέσα από

- α) τη ταχεία έκλυση θρεπτικών κατά την αναπνοή και το μεταβολισμό του φυτοπλαγκτόν, και
- β) την αργή αποσύνθεση νεκρών κυττάρων που ονομάζονται detritus (νεκρή οργανική ύλη).

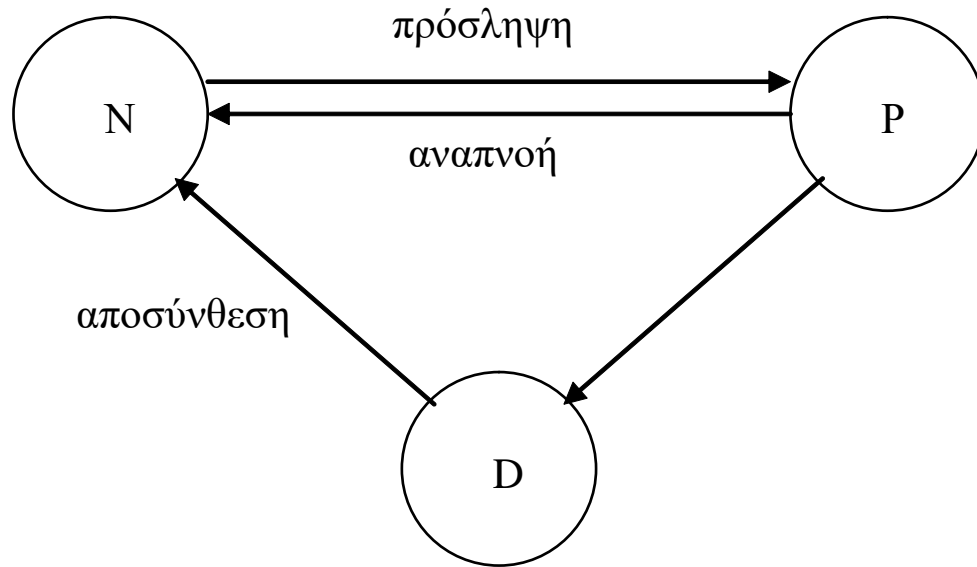
Το μοντέλο αυτό καλείται NPD γιατί περιλαμβάνει **Nutrients – Plankton – Detritus.**

Θεωρούμε μόνο ένα θρεπτικό άλας ως το περιοριστικό παράγοντα ανάπτυξης πλαγκτού, π.χ., το άζωτο.

Η πρωτογενής παραγωγή οφείλεται στην ηλιακή ακτινοβολία σε συνδυασμό με τη πρόσληψη των διαθέσιμων θρεπτικών αλάτων (N) από το φυτοπλαγκτόν (P).

Ο μεταβολισμός και η αναπνοή του φυτοπλαγκτόν προκαλούν την άμεση έκλυση θρεπτικών αλάτων.

Η περιορισμένη διάρκεια ζωής του φυτοπλαγκτόν το μετατρέπει σε νεκρή οργανική ύλη (D), η αποσύνθεση της οποίας προκαλεί αύξηση στη συγκέντρωση θρεπτικών.



Η έκλυση θρεπτικών μέσω της αναπνοής είναι πολύ γρήγορη διεργασία – αντίθετα η έκλυση θρεπτικών λόγω αποσύνθεσης είναι πολύ αργή διεργασία

Οι εξισώσεις του μοντέλου είναι

$$\frac{d}{dt} N = -r_{\max} \frac{N P}{k_N + N} + l_{PN} P + l_{DN} D$$

$$\frac{d}{dt} P = r_{\max} \frac{N P}{k_N + N} - l_{PN} P - l_{PD} P$$

$$\frac{d}{dt} D = l_{PD} P - l_{DN} D$$

Τιμές παραμέτρων είναι:

$$N_0 = 5 \text{ mmol/m}^3$$

$$P_0 = 0.5 \text{ mmol/m}^3$$

$$D_0 = 0$$

$$k_N = 0.3 \text{ mmol/m}^3$$

$$r_{\max} = 1 \text{ d}^{-1}$$

$$I_{DN} = 0.06$$

$$I_{PN} = 0.5$$

$$I_{PD} = 0.05$$

```

## An NPD model (Nutrient, Phytoplankton, Detritus)
#####
# load package with the integration routine:
install.packages("deSolve")
library(deSolve)

#-----#
# the model equations: #
#-----#
NPD<-function(t,state,parameters)
{
  with(as.list(c(state,parameters)),{ # unpack the state variables, parameters

    uptake = r_max*DIN/(k_N+DIN)

    dDIN =-uptake*PHYTO+LPN*PHYTO+LDN*DETRITUS;
    dPHYTO = uptake*PHYTO-LPN*PHYTO-LPD*PHYTO;
    dDETRITUS = LPD*PHYTO-LDN*DETRITUS;

    # the output, packed as a list
    list(c(dDIN,dPHYTO,dDETRITUS)) # the rate of change
  })
} # end of model

```

```

# the model parameters: #
parameters<-c(k_N = .3,      # half saturation constant
              r_max = 1,     # max uptake rate of phytoplankton
              LPN = .50,     # respiration / extracellular release
              LPD = .05,     # loss rate of zooplankton
              LDN = .06)

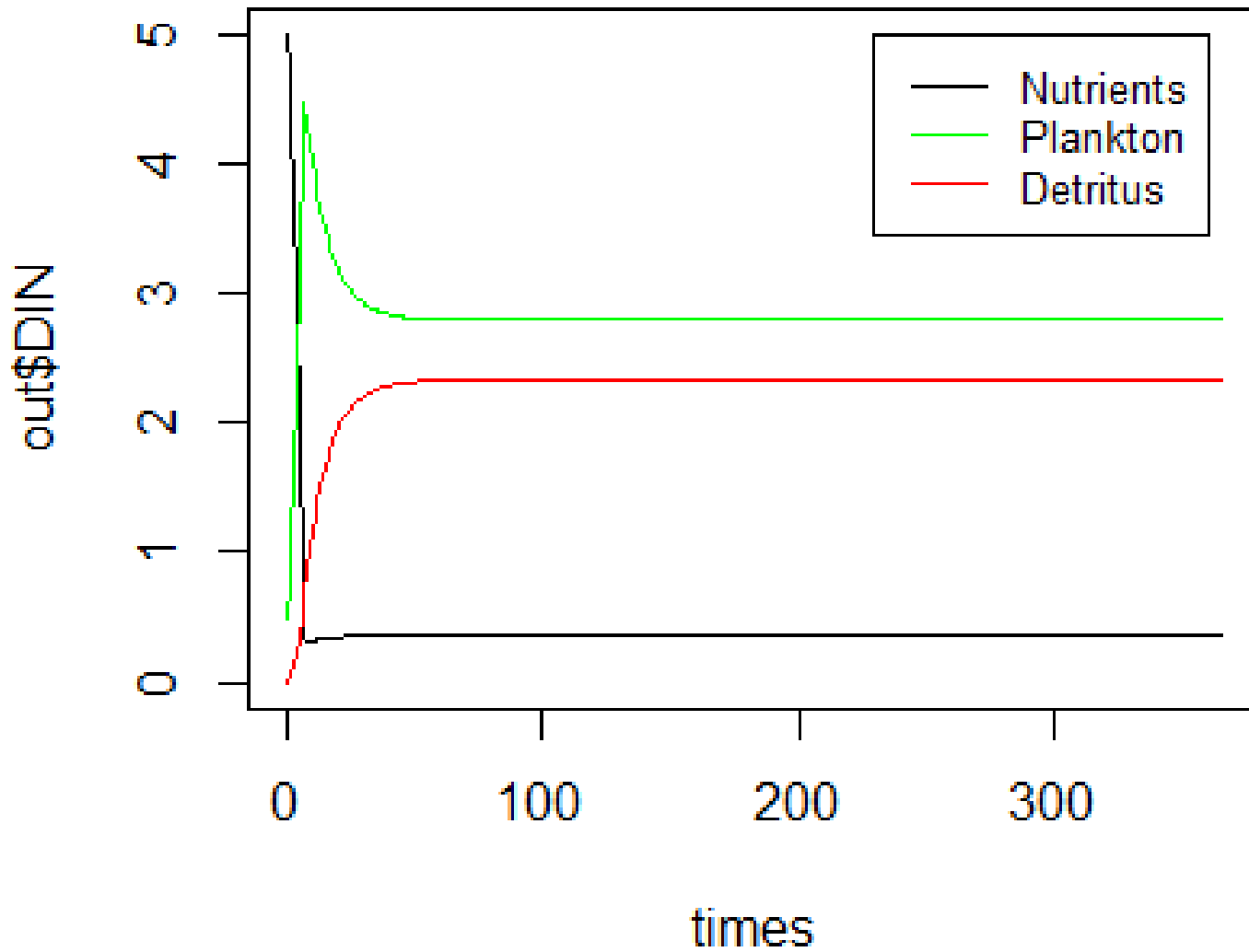
#-----#
# the initial conditions: #
#-----#
state <-c(DIN =5.0,          # state variable initial conditions, units mmolN/m3
          PHYTO =0.5,
          DETRITUS =0.0)

#-----#
# RUNNING the model: #
#-----#
# 2 steps
# step 1 : run the model for 365 days, no intermediate output required
times <-seq(0,365, by=1)
out <-as.data.frame(ode(state,times,NPD,parameters))

plot(times,out$DIN, typ='l',xlim=c(0,365),ylim=c(0,5))
lines(times,out$PHYTO, col='green')
lines(times,out$DETRITUS, col='red')
legend(230, 5, legend=c("Nutrients", "Plankton", "Detritus"),col=c("black","green","red"), lty=1,
      cex=0.8)

```

NPD model output



Τι μαθαίνουμε από το μοντέλο NPD

1. Η αναπνοή και ο μεταβολισμός των κυττάρων φυτοπλαγκτόν δημιουργούν μία ροή θρεπτικών αλάτων
2. Ο θάνατος του φυτοπλαγκτόν μετατρέπει την οργανική ύλη σε νεκρή οργανική ύλη (detritus)
3. Η αποσύνθεση οδηγεί στην επίδραση των βακτηριδίων για την μετατροπή της νεκρής οργανικής ύλης σε θρεπτικά άλατα, κλείνοντας έτσι τον κύκλο των θρεπτικών αλάτων
4. Στο μοντέλο NPD θεωρούμε όλους τους ρυθμούς μετασχηματισμού σταθερούς
5. Το μοντέλο φτάνει σε κατάσταση ισορροπίας όταν η συγκέντρωση των θρεπτικών γίνει ίση με N_{ss} , το σημείο που τα θρεπτικά παραμένουν σταθερά στον χρόνο

$$N_{ss} = \frac{k_N (l_{PN} + l_{PD})}{r_{max} - (l_{PN} + l_{PD})}$$

Ανάπτυξη Ζωοπλαγκτόν

Στο σημείο αυτό το μοντέλο γίνεται ακόμη πιο σύνθετο με την εισαγωγή του επόμενου τροφικού επιπέδου, του ζωοπλαγκτόν.

Η κατανάλωση φυτοπλαγκτόν από το ζωοπλαγκτόν οδηγεί στη μείωση της συγκέντρωσης του πρώτου. Άρα το φυτοπλαγκτόν αποτελεί το περιοριστικό παράγοντα της ανάπτυξης του ζωοπλαγκτόν.

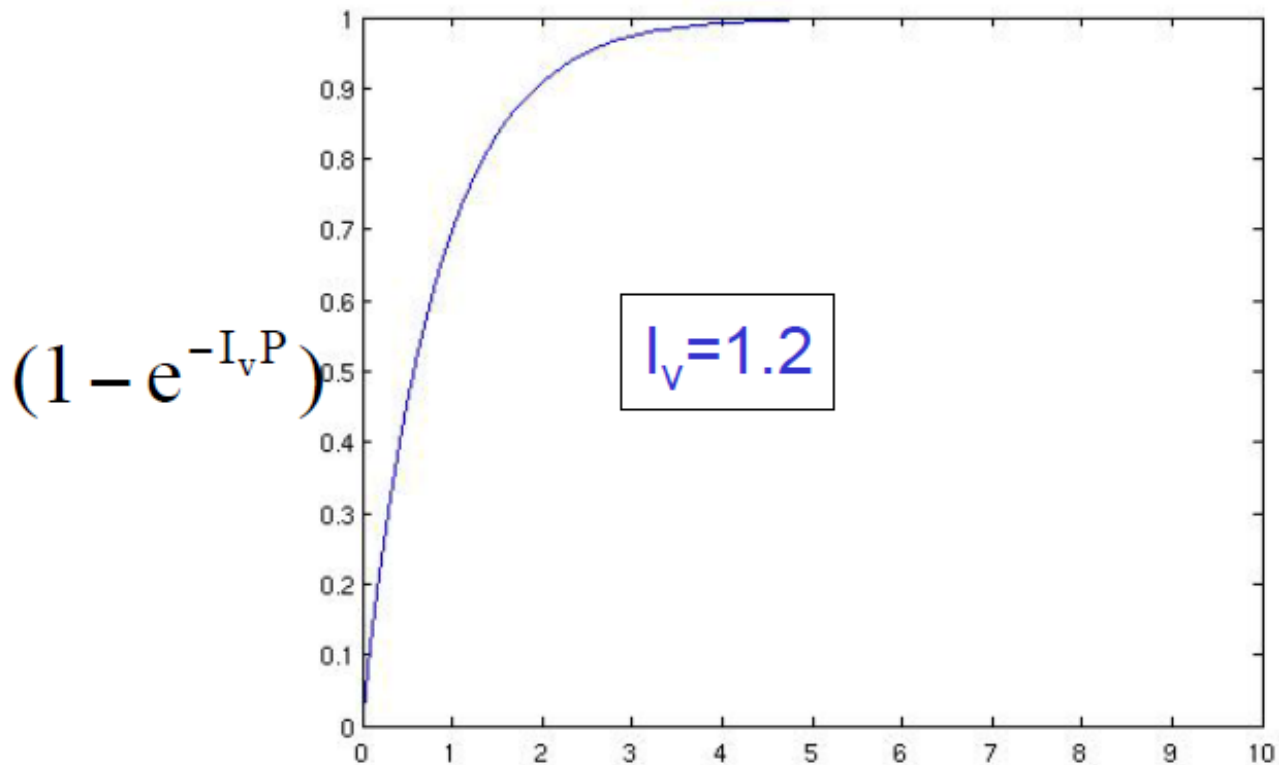
Έστω Z είναι η συγκέντρωση ζωοπλαγκτόν ανά μονάδα όγκου, τότε η ανάπτυξή του περιγράφεται από τη σχέση:

$$\frac{d}{dt} Z = g(P) Z$$

Όπου $g(P)$ είναι ο ρυθμός κατανάλωσης του φυτοπλαγκτού

$$g(P) = g_{\max} (1 - e^{-I_u P})$$

Όπου I_u είναι η παράμετρος I_{lev}



Εναλλακτικά, υπάρχει η συνάρτηση Monod

$$g(P) = g_{\max} \frac{P}{I_v^{-1} + P}$$

Και η τετραγωνική Inven συνάρτηση

$$g(P) = g_{\max} (1 - e^{-I_v^2 P^2})$$

Οι εξισώσεις του μοντέλου είναι

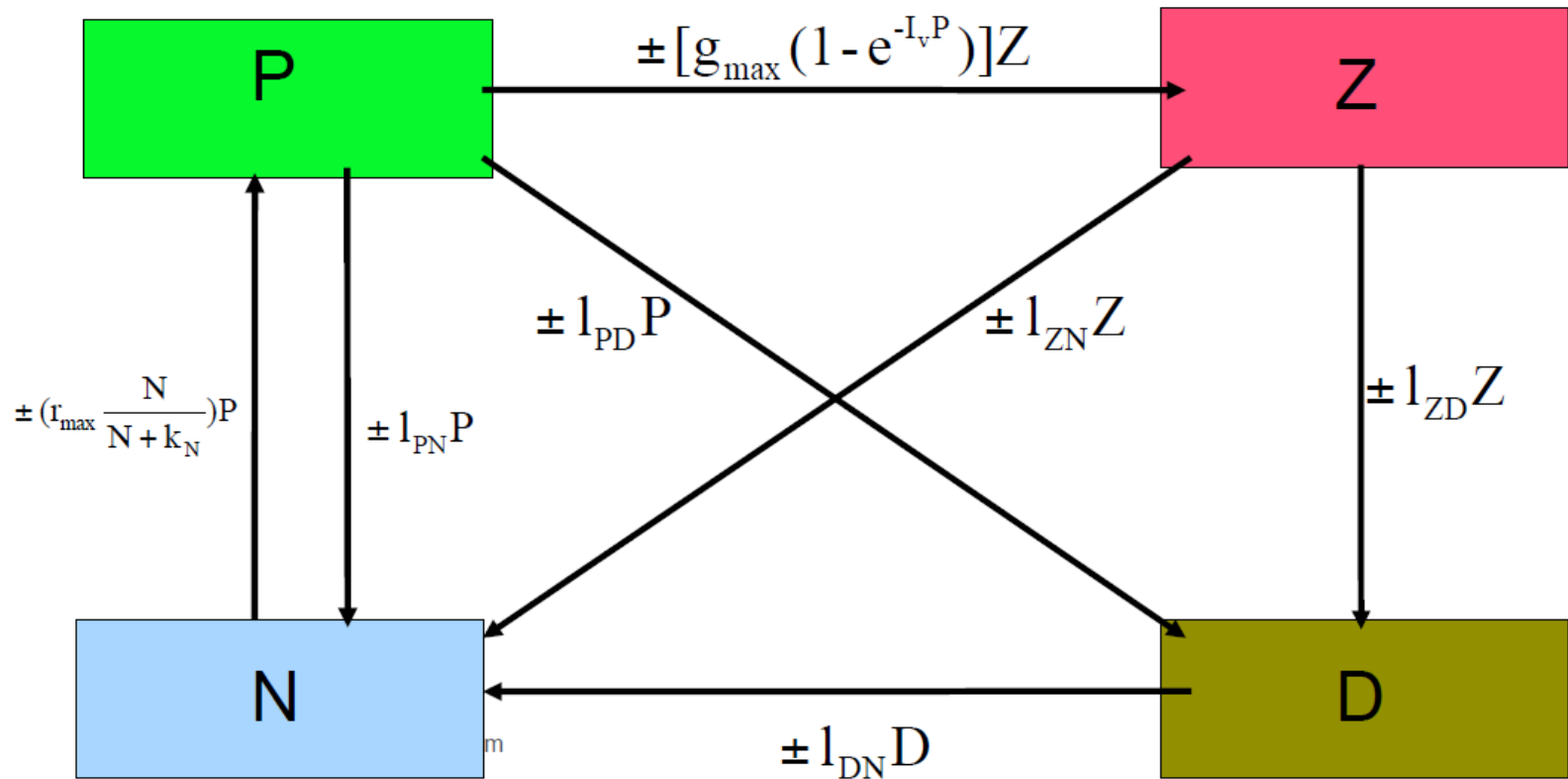
$$\frac{d}{dt} N = -R(N,t)P + l_{PN}(P - P_0) + l_{ZN}(Z - Z_0) + L_{DN}D + A_{mix}(D - N) + S_N^{ext}$$

$$\frac{d}{dt} P = +R(N,t)P - G(P,t)Z - (l_{PN}P + l_{PD})(P - P_0)$$

$$\frac{d}{dt} Z = G(P,t)Z - (l_{ZD} + l_{ZN})(Z - Z_0)$$

$$\frac{d}{dt} D = l_{ZD}(Z - Z_0) + l_{PD}(P - P_0) - L_{DN}D - A_{mix}(D - N) + S_D^{ext}$$

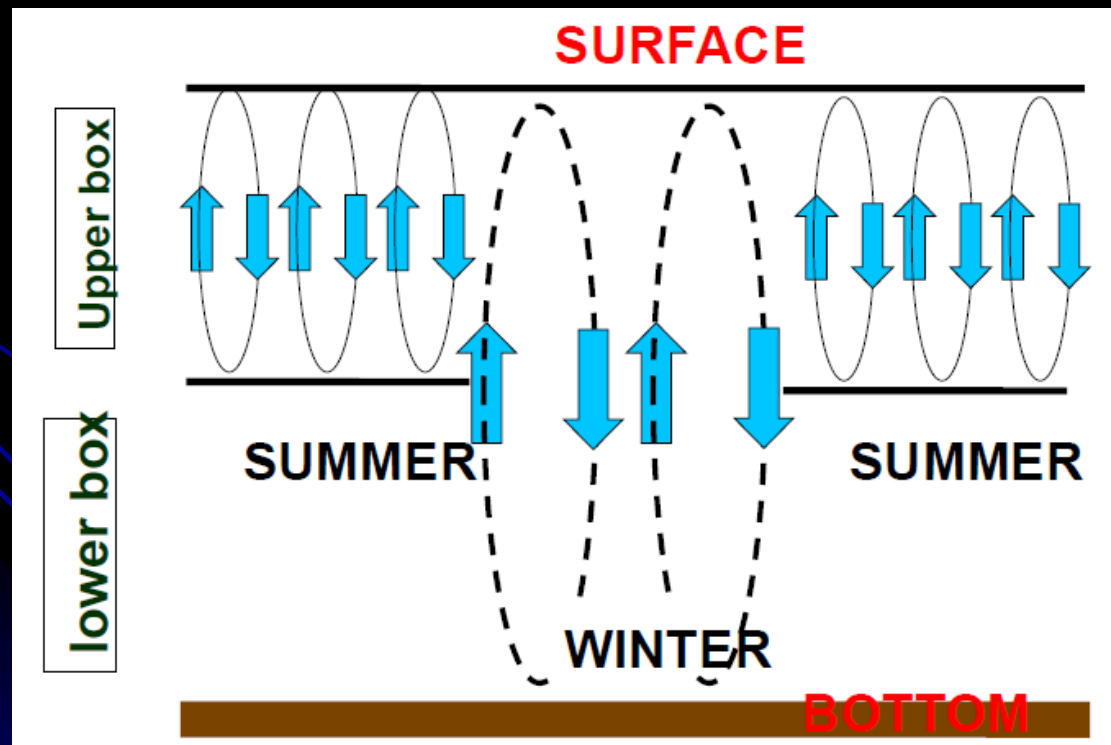
Η ανάπτυξη φυτοπλαγκτού με ρυθμό $R=r_{\max}f(N)$ αποτελεί πηγή για τη παράμετρο P αλλά απώλεια για τη παράμετρο N . Το ζωοπλαγκτό Z καταναλώνει P με ρυθμό G . Όπως προηγούμενα ορίζουμε όρους μεταφοράς μάζας L_{XY} ή I_{XY} ως 'απώλεια του X προς το Y ', όπου I_{XY} αναφέρεται σε σταθερούς ρυθμούς μεταφοράς και L_{XY} σε μεταβαλλόμενους.



Μετασχηματισμοί μάζας μεταξύ των «δεξαμενών» μάζας του ομοιώματος

Η διεργασία πρόσληψης θρεπτικών με ρυθμό R και η διεργασία κατανάλωσης πλαγκτού με ρυθμό G 'ξεκινούν' να συμβαίνουν με βάση ένα διακόπτη $\theta_+ = \theta(\Delta d - d_0)$, που σημαίνει ότι οι ρυθμοί είναι μη-μηδενικοί μόνο κατά τη περίοδο του έτους που το κανονικοποιημένο μήκος της ημέρας Δd υπερβαίνει το μήκος ημέρα 'κατωφλίου' d_0 .

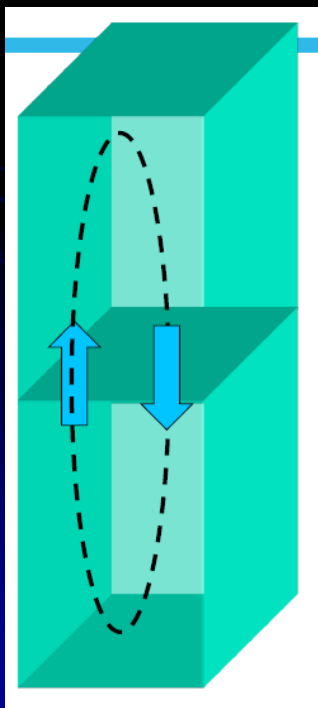
Έτσι ορίζεται η βιολογικά ενεργή περίοδος του μοντέλου.



Ο ρυθμός ανάμειξης A_{mix} ελέγχει τη μείξη του επιφανειακού και του πυθμιαίου στρώματος από το τέλος του φθινοπώρου έως την άνοιξη με βάση το διακόπτη $\theta = \theta(d_0 - \Delta d)$.

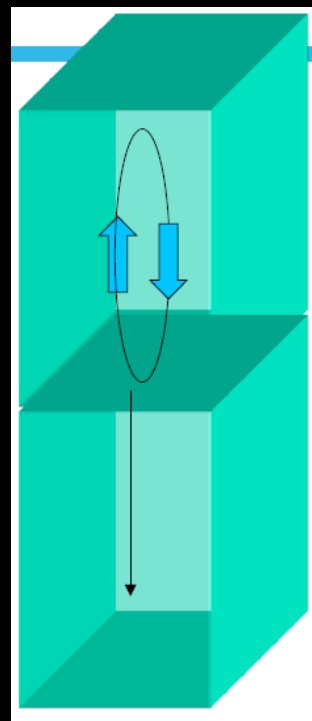
Έτσι ο ρυθμός ανάπτυξης φυτοπλαγκτού είναι:

$$R(N, t) = \theta^+ r_{\max} f(N) = \theta(\Delta d - d_0) r_{\max} \frac{N^2}{k_N^2 + N^2}$$



Χειμώνας – Η βιολογική δράση σταματά

$$\theta(d-d_0) = 0$$



Καλοκαίρι – Η βιολογική δράση ξεκινά

$$\theta(d-d_0) = 1$$

Ο μέγιστος ρυθμός πρόσληψης είναι συνάρτηση της θερμοκρασίας και του φωτός. Ο ρυθμός κατανάλωσης ζωοπλαγκτού ορίζεται ως:

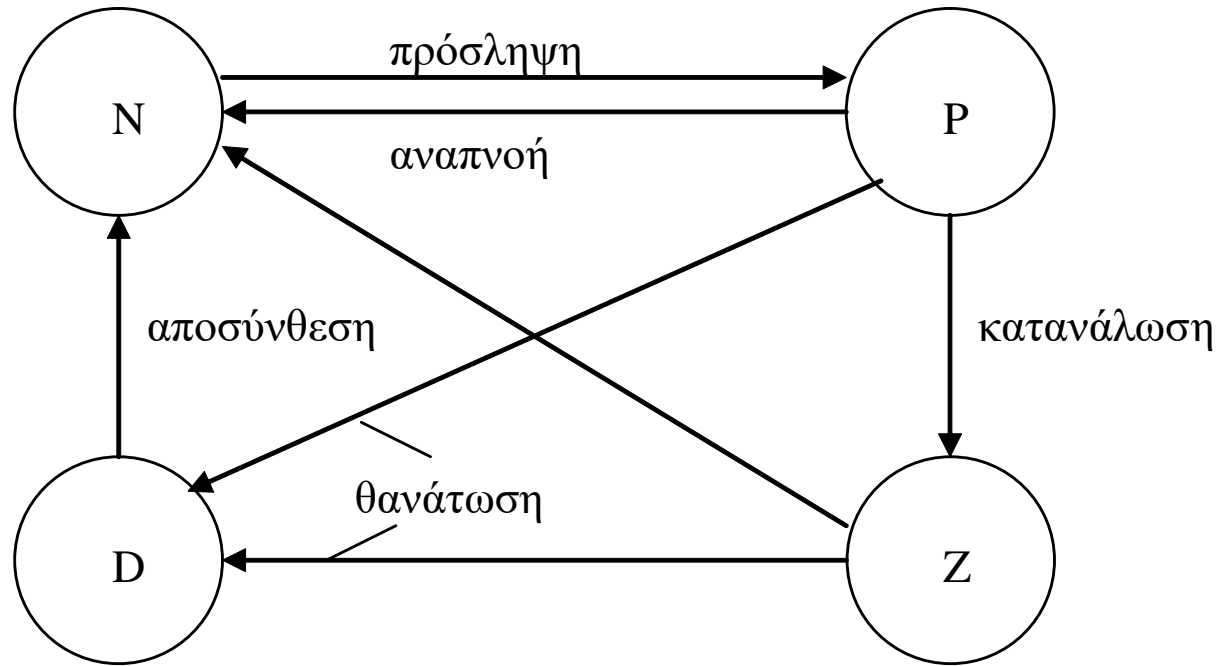
$$G(P, t) = \theta^+ g_{\max} g(P) = \theta(\Delta d - d_0) g_{\max} (1 - \exp(-I_u P^2))$$

Τόσο ο R όσο και ο G είναι μηδενικοί κατά τη περίοδο από τέλος φθινοπώρου έως αρχή άνοιξης

Ο όρος A_{mix} (D-N) περιγράφει τη κατακόρυφη ανάμειξη των δύο στρωμάτων του συστήματος η οποία συμβαίνει κυρίως το χειμώνα με ρυθμό α_{mix} , δηλαδή:

$$A_{\text{mix}} = \alpha_{\text{mix}} \theta(d_0 - \Delta d)$$

Λόγω της ανάμειξης αυτής έχουμε τη μεταφορά και τη μετατροπή του υλικού της νεκρής οργανικής ύλης σε θρεπτικά άλατα που καταλαμβάνουν ολόκληρη την υδάτινη στήλη (D=N).



$$\frac{d}{dt} N = -R(N, t)P + l_{PN}(P - P_0) + l_{ZN}(Z - Z_0) + L_{DN}D + A_{mix}(D - N) + S_N^{ext}$$

$$\frac{d}{dt} P = +R(N, t)P - G(P, t)Z - (l_{PN}P + l_{PD})(P - P_0)$$

$$\frac{d}{dt} Z = G(P, t)Z - (l_{ZD} + l_{ZN})(Z - Z_0)$$

$$\frac{d}{dt} D = l_{ZD}(Z - Z_0) + l_{PD}(P - P_0) - L_{DN}D - A_{mix}(D - N) + S_D^{ext}$$

Πίνακας 1. Ενδεικτικές τιμές των παραμέτρων του ομοιώματος NPZD.

Σύμβολο	Αριθμητική τιμή	Σύμβολο	Αριθμητική τιμή
r_{\max}	1 d ⁻¹	g_{\max}	0.5 d ⁻¹
k_N	0.1	I_u	1.2
I_{PN}	0.01 d ⁻¹	I_{ZN}	0.01 d ⁻¹
I_{PD}	0.02 d ⁻¹	I_{ZD}	0.02 d ⁻¹
α_{mix}	0.5 d ⁻¹	I_{DN}	0
$N(0)$	0.99	$P(0)$	0.01
$Z(0)$	0.01	$D(0)$	0.99
Z_o	0.01	P_o	0.01
S_N^{ext}	0	S_D^{ext}	0

ΠΡΟΣΟΧΗ !!

Οι συγκεντρώσεις των N , P , Z , D που παράγονται από το μοντέλο είναι αδιαστατοποιημένες, δηλαδή έχουν διαιρεθεί με την αρχική συγκέντρωση $N(0)$, $P(0)$, $Z(0)$, $D(0)$, αντίστοιχα.

Οι απώλειες των P & Z δεν μπορούν να ξεπεράσουν τα επίπεδα βάσης P_0 και Z_0

$$R(N, t) = \theta r_{\max} \frac{N^2}{N^2 + k_N^2}$$

Phytoplankton growth

$$G(P, t) = \theta [1 - \exp(-I_v^2 Z^2)]$$

Zooplankton growth

$$r_{\max} = 1 \text{ d}^{-1}$$

$$g_{\max} = 0.5 \text{ d}^{-1}$$

$$K_n = 0.1$$

$$I_v = 1.2$$

$$I_{PN} = 0.01 \text{ d}^{-1}$$

$$I_{ZN} = 0.01 \text{ d}^{-1}$$

$$I_{PD} = 0.02 \text{ d}^{-1}$$

$$I_{ZD} = 0.02 \text{ d}^{-1}$$

$$A_{\text{mix}} = 0.5 \text{ d}^{-1}$$

$$L_{DN} = 0$$

$$N(0) = 0.99$$

$$P(0) = 0.01$$

$$Z(0) = 0.01$$

$$D(0) = 0.99$$

$$Z_{\text{bk}} = 0.01$$

$$P_{\text{bk}} = 0.01$$

$$S_{\text{extN}} = 0.0$$

$$S_{\text{extD}} = 0.0$$

```

## An NPZD model (Nutrient, Phytoplankton, ##
## Zooplankton, Detritus) ##
#####
# load package with the integration routine:
install.packages("deSolve")
library(deSolve)

#-----#
# the model equations: #
#-----#
daylength = function(t) {
  latitude = 40
  lat = latitude*2*pi/360 #Latitude

  A = c(.006918,-.399912,-.006758,-.002697)
  B = c(.070257,.000907, .001480)
  G = 2*pi/365*t
  # inclination
  inc = A[1]+A[2]*cos(G)+A[3]*cos(2*G)+A[4]*cos(3*G)
  inc = inc+B[1]*sin(G)+B[2]*sin(2*G)+B[3]*sin(3*G)
  # length of the day
  arg = -sin(lat)*sin(inc)/cos(lat)/cos(inc)
  Delta = 24/pi*acos(arg) # in hours
  Delta/24 # normalized
}

```

```
t = 1:365
```

```
daylength(t)-daylength(75)
```

```
NPZD<-function(t,state,parameters)
```

```
{
```

```
  with(as.list(c(state,parameters)),{ # unpack the state variables, parameters
```

```
    d0 = daylength(75)
```

```
    d1 = daylength(t)
```

```
    if (d1>d0) {
```

```
      theta=1
```

```
    }
```

```
    else {
```

```
      theta=0
```

```
    }
```

```
    A_mix = .5      # winter mixing
```

```
    r_max = r_max*theta
```

```
    uptake = r_max*DIN*DIN/(k_N+DIN*DIN)
```

```
    g_max = g_max*theta
```

```
    grazing = g_max*(1-exp(-I*PHYTO*PHYTO))
```

```
    theti = 1-theta
```

```
    A_mix1 = theti*A_mix
```

#Detritus Processes

$$\text{ZMort} = \text{LZD} * (\text{ZOOPL} - x0)$$

$$\text{PMort} = \text{LPD} * (\text{PHYTO} - x0)$$

$$\text{Resusp} = \text{A_mix1} * (\text{DETRITUS} - \text{DIN})$$

$$\text{ExtrD} = \text{SD_ext}$$

#Nutrients Processes

$$\text{ZRecycl} = \text{LZN} * (\text{ZOOPL} - x0)$$

$$\text{PResp} = \text{LPN} * (\text{PHYTO} - x0)$$

$$\text{Strat_Mix} = \text{A_mix1} * (\text{DETRITUS} - \text{DIN})$$

$$\text{ExtrN} = \text{SN_ext}$$

$$\text{Puptake} = \text{PHYTO} * \text{uptake}$$

#Plakton Processes

$$\text{Plankton_Mort} = (\text{LPN} + \text{LPD}) * (\text{PHYTO} - x0)$$

$$\text{Zooplankton_Grazing} = \text{grazing} * \text{PHYTO}$$

#Zooplankton Processes

$$\text{Mortality} = (\text{LZD} + \text{LZN}) * (\text{ZOOPL} - x0)$$

$$d\text{DIN} = \text{ZRecycl} + \text{PResp} + \text{Strat_Mix} + \text{ExtrN} - \text{Puptake}$$

$$d\text{PHYTO} = \text{Puptake} - \text{Plankton_Mort} - \text{Zooplankton_Grazing}$$

$$d\text{ZOOPL} = \text{Zooplankton_Grazing} - \text{Mortality}$$

$$d\text{DETRITUS} = \text{ZMort} + \text{PMort} - \text{Resusp} + \text{ExtrD}$$

the output, packed as a list

list(c(dDIN, dPHYTO, dZOOPL, dDETRITUS))

})

} # end of model

the rate of change

```

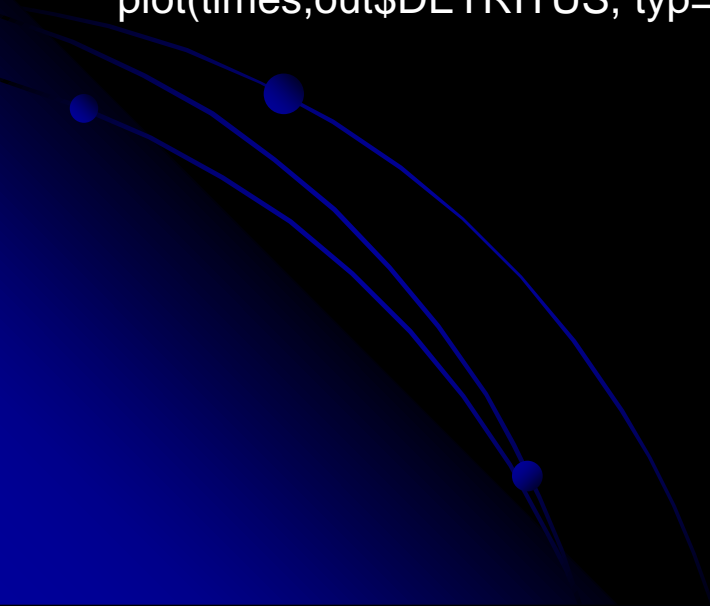
#-----#
# the model parameters: #
#-----#
parameters<-c(k_N = .1,      # half saturation constant
              r_max = 1,     # max uptake rate of phytoplankton
              LPN = .01,     # respiration / extracellular release
              LPD = .02,     # loss rate of zooplankton
              LDN = .02,
              g_max = .5,    # max grazing rate
              I = 1.2,       # Ivlev constant
              LZN = .01,    # in upper layer recycled material
              LZD = .02,    # loss rate of zooplankton
              x0 = .01,     # background plankton level
              SN_ext = 0,
              SD_ext = 0)
#-----#
# the initial conditions: #
#-----#
state <-c(DIN =0.99,        # state variable initial conditions, units mmolN/m3
          PHYTO =0.01,
          ZOOPL =0.01,
          DETRITUS =0.99)

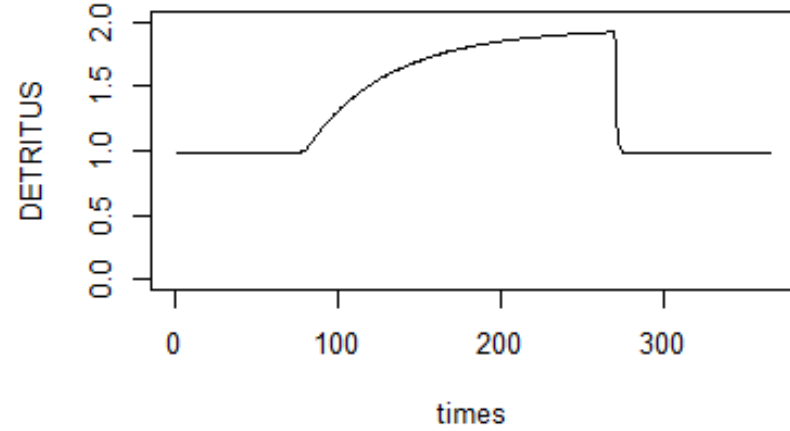
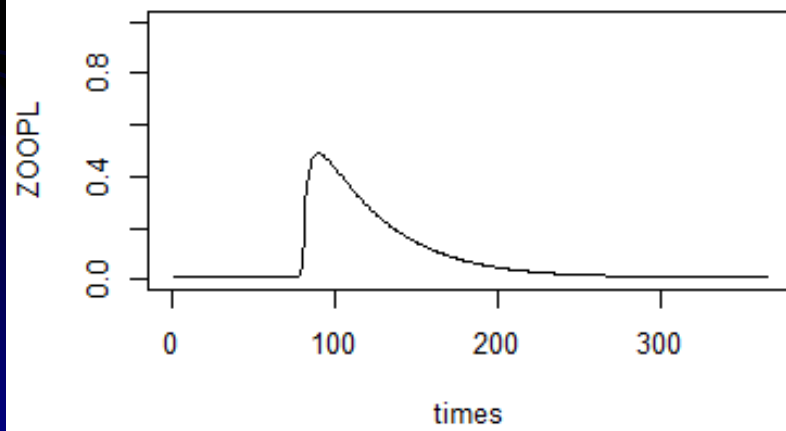
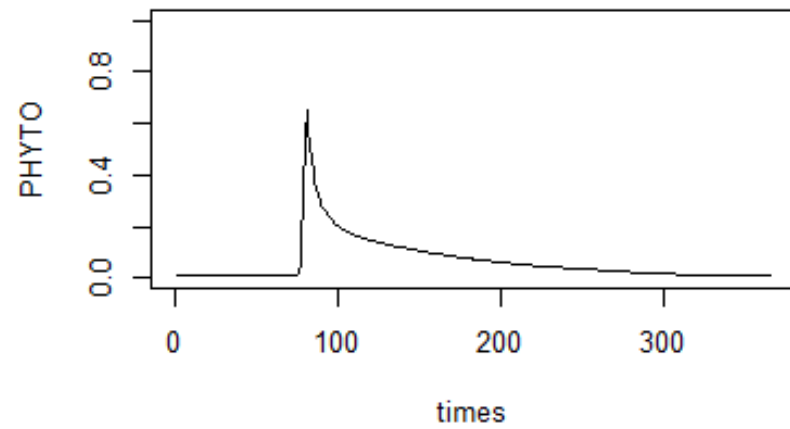
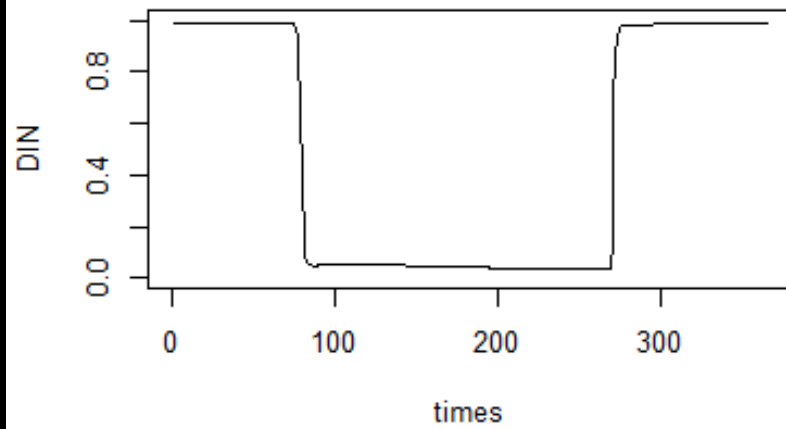
```

```
#-----#  
# RUNNING the model: #  
#-----#  
# 2 steps  
# step 1 : run the model for 365 days, no intermediate output required
```

```
times  <-seq(1,365, by=1)  
out    <-as.data.frame(ode(state,times,NPZD,parameters))
```

```
par(mfrow=c(2,2))  
plot(times,out$DIN, typ='l',xlim=c(0,365),ylim=c(0,1),ylab="DIN")  
plot(times,out$PHYTO, typ='l', xlim=c(0,365),ylim=c(0,1),ylab="PHYTO")  
plot(times,out$ZOOPL, typ='l', xlim=c(0,365),ylim=c(0,1),ylab="ZOOPL")  
plot(times,out$DETRITUS, typ='l', xlim=c(0,365),ylim=c(0,2),ylab="DETRITUS")
```





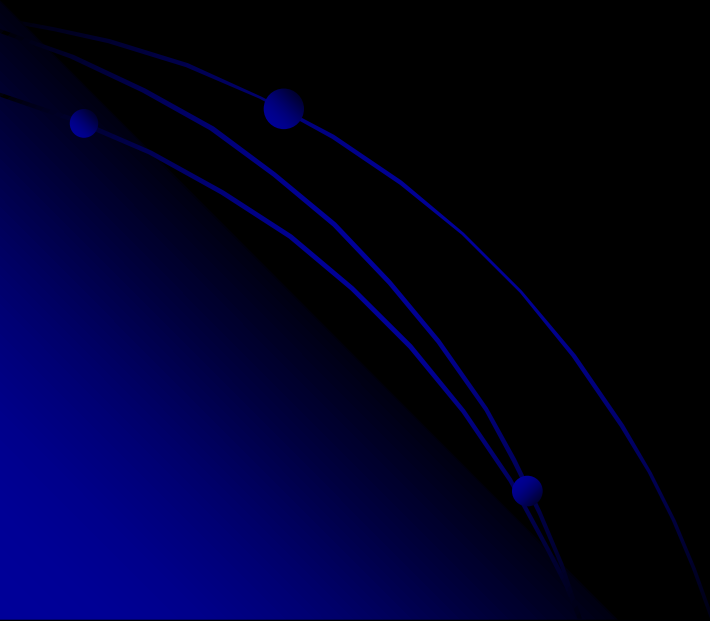
Κύρια συμπεράσματα

Το μοντέλο NPZD δεν περιλαμβάνει τους «αποσυνθετές» δηλ. τα βακτήρια

Ωστόσο, έμμεσα δράση τους λαμβάνεται υπόψη καθώς θεωρούμε ότι:

A) η βιομάζα των βακτηρίων είναι σε κατάσταση ισορροπίας (steady state) δηλ. σταθερή στο χρόνο, ($dB/dt = 0$)

B) Η οργανική βιομάζα (φυτοπλαγκτόν + ζωοπλαγκτόν) αποσυντίθεται στιγμιαία και πλήρως και απελευθερώνεται ως ανόργανα θρεπτικά άλατα.



Βελτιωμένο μοντέλο NPZD

Για να γίνει το μοντέλο όσο γίνεται πιο ρεαλιστικό, εισάγουμε στον προηγούμενο κώδικα δύο αλλαγές:

A) Μεταβλητοί ρυθμοί θανάτωσης φυτοπλαγκτόν

Παρατηρήσεις πεδίου δείχνουν ότι ο ρυθμός βύθισης φυτοπλαγκτόν λόγω θανάτου είναι υψηλότερος κατά την διάρκεια επεισοδίων ευτροφισμού και χαμηλότεροι κατά την ολιγοτροφική περίοδο.

Συνεπώς:

$$L_{PD} = \theta_{1_{PD}} \exp[-(t - t_{start})/30] + \theta_{1_{PD}}^0$$

B) Μεταβλητή σταθερά ημι-κορεσμού

Πρόκειται για μία παραμετροποίηση της συγκέντρωσης του φυτοπλαγκτόν πριν και μετά την άνθιση κατά τον ευτροφισμό. Καθώς ο ευτροφισμός εξελίσσεται τα είδη διαδέχονται το ένα το άλλο. Έτσι μπορεί να ξεκινήσουμε με την άνθιση των διατόμων και να περάσουμε σε άνθιση δυνομαστιγωτών. Άρα διαφορετικά είδη φυτοπλαγκτόν, διαφορετικές σταθερές ημι-κορεσμού.

$$k_N = k_N^0 \exp[a_e (T - T_{ref})]$$

Γ) Μεταβλητοί ρυθμοί αναπνοής σχετιζόμενοι με την πρόσληψη θρεπτικών

Οι ρυθμοί αναπνοής και έκλυσης θρεπτικών είναι συνάρτηση της παραγωγής φυτοπλαγκτόν και όχι της βιομάζας του.

$$L_{PN} = l_{PN} R(N, T)$$

Τέλος εφαρμόζουμε κάποιους μεταβλητούς ρυθμούς κατανάλωσης φυτοπλαγκτόν από ζωοπλαγκτόν

$$g_{\max} = g_{\max}^0 \exp[a_e (T - T_{\text{ref}})]$$

$$I_v = I_v^0 \exp[a_e (T - T_{\text{ref}})]$$

$$L_{ZN} = l_{ZN} G(P, T)$$

$$r_{\max 0} = 1 \text{ d}^{-1}$$

$$g_{\max} = 0.5 \text{ d}^{-1}$$

$$K_{n0} = 0.05$$

$$I_{v0} = 3$$

$$I_{PN} = 0.1 \text{ d}^{-1}$$

$$I_{ZN} = 0.3 \text{ d}^{-1}$$

$$I_{PD0} = 0.1 \text{ d}^{-1}$$

$$I_{ZD0} = 0.08 \text{ d}^{-1}$$

$$A_{\text{mix}} = 0.5 \text{ d}^{-1}$$

$$L_{DN} = 0.001 \text{ d}^{-1} \text{ or } 0.003 \text{ d}^{-1}$$

$$N(0) = 0.99$$

$$P(0) = 0.01$$

$$Z(0) = 0.01$$

$$D(0) = 0.99$$

$$Z_{bk} = 0.01$$

$$P_{bk} = 0.01$$

$$S_{\text{ext}N} = 0.0 \text{ or } 0.005 \text{ d}^{-1}$$

$$S_{\text{ext}D} = 0.0 \text{ or } -0.005 \text{ d}^{-1}$$

```
## An upgraded NPZD model (Nutrient, Phytoplankton, ##  
## Zooplankton, Detritus) ##  
#####
```

```
# load package with the integration routine:  
install.packages("deSolve")  
library(deSolve)
```

```
#-----#  
# the model equations: #  
#-----#
```

```
daylength = function(t) {  
  latitude = 40  
  lat = latitude*2*pi/360 #Latitude  
  
  A = c(.006918,-.399912,-.006758,-.002697)  
  B = c(.070257,.000907, .001480)  
  G = 2*pi/365*t  
  # inclination  
  inc = A[1]+A[2]*cos(G)+A[3]*cos(2*G)+A[4]*cos(3*G)  
  inc = inc+B[1]*sin(G)+B[2]*sin(2*G)+B[3]*sin(3*G)  
  # length of the day  
  arg = -sin(lat)*sin(inc)/cos(lat)/cos(inc)  
  Delta = 24/pi*acos(arg) # in hours  
  Delta/24 # normalized  
}
```

```
t = 1:1095
```

```
daylength(t)-daylength(75)
```

```
NPZD<-function(t,state,parameters)
```

```
{
```

```
  with(as.list(c(state,parameters)),{ # unpack the state variables, parameters
```

```
    d0 = daylength(75)
```

```
    d1 = daylength(t)
```

```
    if (d1>d0) {
```

```
      theta=1
```

```
    }
```

```
    else {
```

```
      theta=0
```

```
    }
```

```
    tstart1 = 210;  tend1 = 220
```

```
    d2 = daylength(tstart1);  d3 = daylength(tend1)
```

```
    if (d1>d2) {
```

```
      theta1=1
```

```
    }
```

```
    else {
```

```
      theta1=0
```

```
    }
```

```
if (d1>d3) {  
  theta2=1  
}  
else {  
  theta2=0  
}
```

zeta = theta2-theta1

A_mix = .5 # winter mixing

alfa = 0.063

Epp = exp(alfa*d1) # Eppley factor

r_max = r_max*theta*d1*Epp

k_N1 = k_N/Epp

uptake = r_max*DIN*DIN/(k_N1+DIN*DIN)

g_max = g_max*theta*d1*Epp

l=|*Epp*1.43*d1

grazing = g_max*(1-exp(-l*PHYTO*PHYTO))

theti = 1-theta

A_mix1 = theti*A_mix

LPN1 = LPN*uptake*PHYTO

LPD1 = (theta*LPD*exp((-t-tstart1)/30)+theti*LPD))*PHYTO

LZN1 = LZN*grazing*ZOOPL

LZD1 = LZD*(1-d1)*ZOOPL

LD = 0.01*zeta

#Detritus Processes

$$\text{ZMort} = \text{LZD} * (\text{ZOOPL} - x0)$$

$$\text{PMort} = \text{LPD1} * (\text{PHYTO} - x0)$$

$$\text{Resusp} = \text{A_mix1} * (\text{DETRITUS} - \text{DIN})$$

$$\text{ExtrD} = \text{SD_ext}$$

#Nutrients Processes

$$\text{ZRecycl} = \text{LZN} * (\text{ZOOPL} - x0)$$

$$\text{PResp} = \text{LPN} * (\text{PHYTO} - x0)$$

$$\text{Strat_Mix} = \text{A_mix1} * (\text{DETRITUS} - \text{DIN})$$

$$\text{ExtrN} = \text{SN_ext}$$

$$\text{Puptake} = \text{PHYTO} * \text{uptake}$$

#Plakton Processes

$$\text{Plankton_Mort} = (\text{LPN} + \text{LPD1}) * (\text{PHYTO} - x0)$$

$$\text{Zooplankton_Grazing} = \text{grazing} * \text{PHYTO}$$

#Zooplankton Processes

$$\text{Mortality} = (\text{LZD} + \text{LZN}) * (\text{ZOOPL} - x0)$$

$$d\text{DIN} = -\text{Puptake} + \text{ZRecycl} + \text{PResp} + \text{Strat_Mix} + \text{LD} * \text{DETRITUS} + \text{ExtrN}$$

$$d\text{PHYTO} = \text{Puptake} - \text{Plankton_Mort} - \text{Zooplankton_Grazing}$$

$$d\text{ZOOPL} = \text{Zooplankton_Grazing} - \text{Mortality}$$

$$d\text{DETRITUS} = \text{ZMort} + \text{PMort} - \text{Resusp} - \text{LD} * \text{DETRITUS} + \text{ExtrD}$$


```

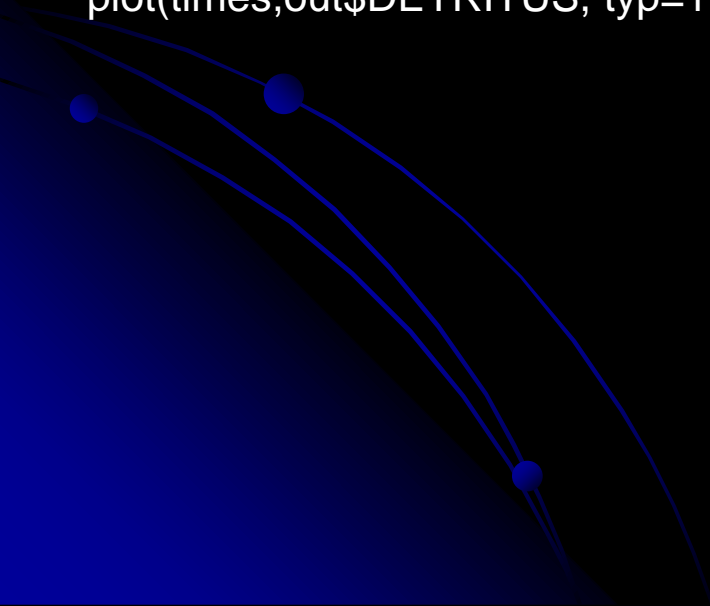
# the output, packed as a list
  list(c(dDIN,dPHYTO,dZOOPL,dDETRITUS))
})
} # end of model
#-----#
# the model parameters: #
#-----#
parameters<-c(k_N = .05,      # half saturation constant
              r_max = 1,      # max uptake rate of phytoplankton
              LPN = .1,      # respiration / extracellular release
              LPD = .1,      # loss rate of zooplankton
              LDN = .2,
              g_max = .5,    # max grazing rate
              l = 3,        # l vlev constant
              LZN = .3,    # in upper layer recycled material
              LZD = .08,   # loss rate of zooplankton
              x0 = .01,    # background plankton level
              SN_ext = 0.002,
              SD_ext = 0)
#-----#
# the initial conditions: #
#-----#
state <-c(DIN =0.99,          # state variable initial conditions, units mmolN/m3
          PHYTO =0.01,
          ZOOPL =0.01,
          DETRITUS =0.99)
# the rate of change

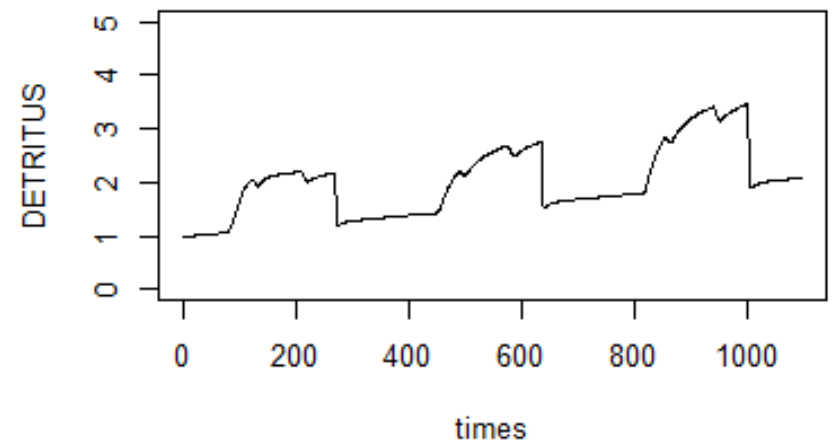
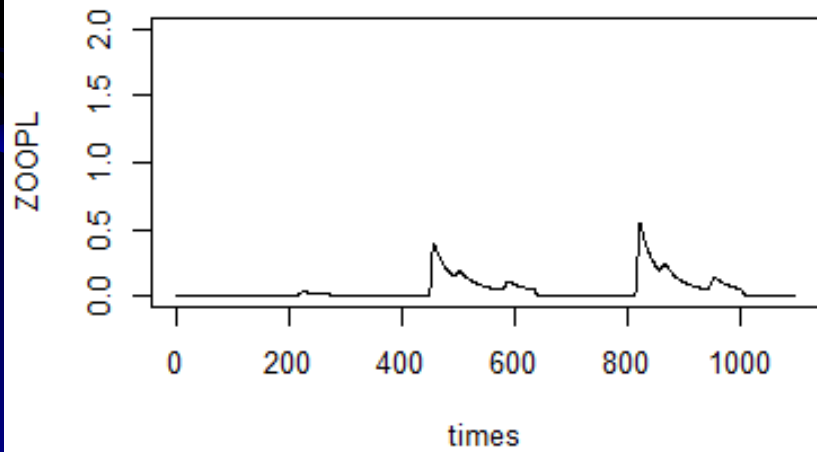
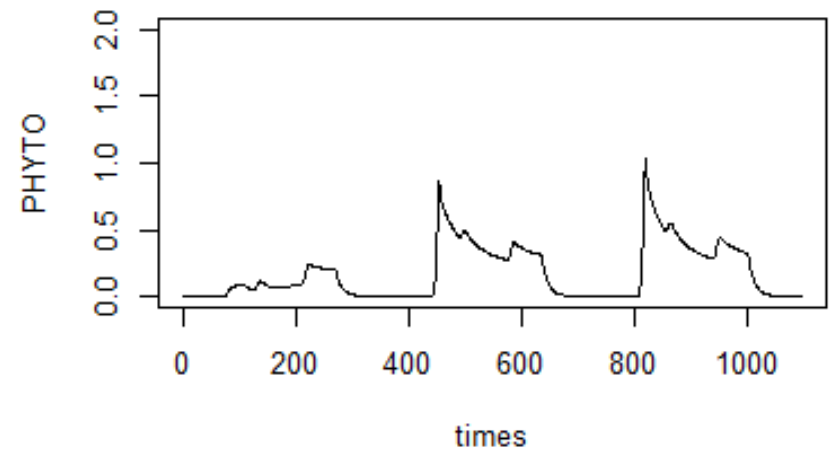
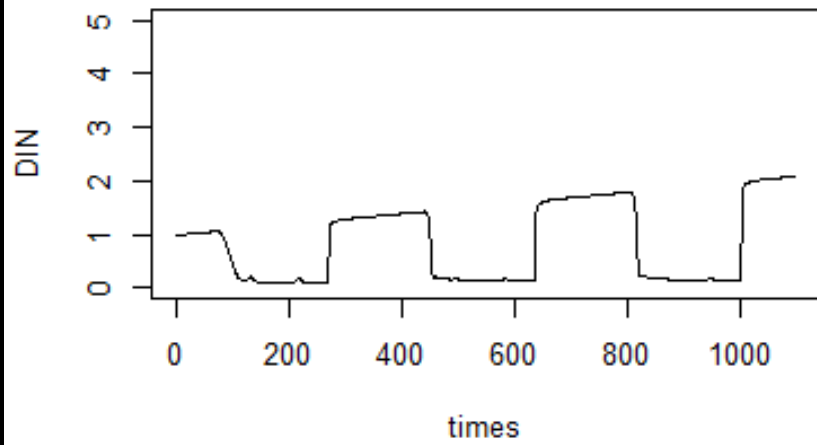
```

```
#-----#  
# RUNNING the model: #  
#-----#  
# 2 steps  
# step 1 : run the model for 365 days, no intermediate output required
```

```
times <-seq(1,1095, by=1)  
out <-as.data.frame(ode(state,times,NPZD,parameters))
```

```
par(mfrow=c(2,2))  
plot(times,out$DIN, typ='l',xlim=c(0,1095),ylim=c(0,5),ylab="DIN")  
plot(times,out$PHYTO, typ='l', xlim=c(0,1095),ylim=c(0,2),ylab="PHYTO")  
plot(times,out$ZOOPL, typ='l', xlim=c(0,1095),ylim=c(0,2),ylab="ZOOPL")  
plot(times,out$DETRITUS, typ='l', xlim=c(0,1095),ylim=c(0,5),ylab="DETRITUS")
```





Όταν $SN_{ext} = 0.005$ η εξωτερική φόρτιση θρεπτικών από ποτάμια και $Sd_{ext} = -0.005$ ο ρυθμός ιζηματοποίησης της νεκρής οργανικής ύλης.

